

GEORGE MENDES TALIAFERRO MATTOX

**ESTUDO FILOGENÉTICO DE CHARACINAE
(TELEOSTEI: CHARACIFORMES: CHARACIDAE)**

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo
para a obtenção do título de Doutor em
Ciências, na área de Zoologia.

Orientadora: Dr^a Mônica de Toledo-Piza
Ragazzo

São Paulo

2010

Mattox, George Mendes Taliaferro

Estudo filogenético de Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). Pp. 260.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Sistemática. 2. Anatomia comparada. 3. Taxonomia. 4. Heterocharacini. 5. Roestinae. 6. Cynopotaminae. 7. Miologia. 8. Osteologia. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Mônica Toledo-Piza Ragazzo
Orientadora

Prof.(a) Dr.(a)

Prof.(a) Dr.(a)

Prof.(a) Dr.(a)

Prof.(a) Dr.(a)

à querida Sarah

McELLIGOT'S POOL
Dr. Seuss, Nova Iorque, 1947

"Young man," laughed the farmer, "You're sort of a fool!
You'll never catch fish in McElligot's Pool!"
"The pool is too small. And, you might as well know it,
When people have junk, here's the place that they throw it."
[...]
This might be a river, now mightn't it be,
Connecting McElligot's Pool with the sea
Then maybe some fish might be swimming toward me!
Some very smart fellow might point out the way
To the place where I'm fishing. And that's why I say
If I wait long enough; if I'm patient and cool,
Who knows what I'll catch in McElligot's Pool!

I might catch a thin fish, I might catch a stout fish.
I might catch a short or a long, long drawn-out fish!

Any kind! Any shape! Any color or size!
I might catch some fish that would open your eyes!
I won't be surprised if a Dog Fish appears!
Complete with a collar and long floppy ears!
Whoffing along! And perhaps he might chase
A whole lot of Catfish right straight to this place!

I might catch a fish with a pinwheel-like tail!
I might catch a fish who has fins like a sail!
I might catch some young fish, some high-jumping friskers.
I might catch an old one with long flowing whiskers!
I might catch a fish with a long curly nose.
I might catch a fish like a rooster that crows.
I might catch a fish with a checkerboard belly,
Or even a fish made of strawberry jelly!

I might catch a Sea Horse, now mightn't I now...?
I might catch a fish who is partly a cow!
Some fish from the Tropics, all sunburned and hot,
Might decide to swimp up!
Well they might... Might they not?
Racing up north for a chance to get cool,
Full steam ahead for McElligot's Pool!

Some Eskimo Fish from beyond Hudson Bay
Might decide to swim down, might be headed this way!
It's a pretty long trip, but they might and they may.

I might catch an eel... (Well, I might. It depends.)
A long twisting eel with a lot of strange bends
And, oddly enough, with a head on both ends!
One doesn't catch this kind of fish as a rule,
But the chances are fine in McElligot's Pool!

I might catch a fish with a terrible grouch...
Or an Australian fish with a kangaroo's pouch!
Who wants to catch small ones like mackerel or trout!
SAY! I'll catch a Saw Fish with such a long snout
That he needs an assistant to help him about!
If I wait long enough, if I'm patient and cool,
Who knows what I'll catch in McElligot's Pool!

I might catch some sort of a fast-moving bloke
Who zips through the waves with an over-arm stroke!
(I might and I may and that's really no joke!)
A fish even faster! A fish, if you please,
Who slides down the sides of strange islands on skis!
He might ski on over and pay me a visit.
That's not impossible...really, now is it?
Some Circus Fish! Fish from an acrobat school,
Might stage a big show in McElligot's Pool!

Or I might catch a fish from a stranger place yet!
From the world's highest river in far-off Tibet,
Where the falls are so steep that it's dangerous to ride 'em,
So the fish put up chutes and they float down beside 'em.
From the world's deepest ocean, from way down below,
From down in the mud where the deep-divers go,
From down in the mire and the muck and the murk,
I might catch some fish who are all going, "GLURK!"

[...]
A fish that's so big, if you know what I mean,
That he makes a whale look like a tiny sardine!
Oh, the sea is so full of a number of fish,
If a fellow is patient, he might get his wish!
And that's why I think that I'm not such a fool
When I sit here and fish in McElligot's Pool

AGRADECIMENTOS

À Professora Dra. Mônica de Toledo-Piza Ragazzo, não somente pela excelente Orientação em todos estes anos, mas por constituir um exemplo de atuação acadêmica e profissional. Agradeço pelas inúmeras conversas sobre a lupa ou o papel que guiaram o desenvolvimento deste trabalho desde seus primeiros estágios; por ter sugerido o tema original, que ao se desdobrar transformou-se em tantas oportunidades de conhecimento; e por ter me ajudado a entender as reviravoltas profissionais.

Ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências por fornecer a infra-estrutura necessária para o desenvolvimento deste trabalho, incluindo alguns professores com os quais tive o privilégio de ter mais contato e que também me ensinaram muito: Dr. Fernando Marques, Dr. Silvio Nihei e Dra. Eleonora Trajano. Agradeço também ao Dr. Antônio Carlos Marques por ter desempenhado a difícil tarefa de administrar as bolsas e ao CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela bolsa de doutorado concedida (Proc. No. 140141/2006-5).

Aos professores e curadores do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, que têm sempre me acolhido de forma tão gentil nas incursões ao Ipiranga, e sempre se dispuseram a me auxiliar nas mais diversas tarefas que precisava desempenhar. Em especial ao Dr. Osvaldo T. Oyakawa e José Lima Figueiredo, pela amizade e pelos trâmites com o empréstimo de material; ao Dr. Naércio A. Menezes, pelas valiosas conversas sobre os “Characinae” e pelo incentivo desde o início do projeto; e ao Dr. Mário de Pinna, por todos os ecléticos bate-papos destes últimos anos.

Aos funcionários de outras instituições que enviaram exemplares ou informações para este estudo: Erling Holm (ROM, Canadá), Mary Anne Rogers (FMNH, Estados Unidos) e Otto Castillo (MCNG, Venezuela). Em especial aos professores Drs. Carlos A. Lucena e Zilda Margarete Lucena por terem me acolhido na minha rápida visita ao MCP em 2006, quando este projeto ainda engatinhava. Agradeço por toda a coleção de referências bibliográficas que me foi dada, e pela valiosa experiência com os “Characinae” compartilhada. Foi de uma conversa com eles e com o Dr. Luiz R. Malabarba, por exemplo, que surgiu a idéia de estudar mais a fundo os neuromastos superficiais destes peixes.

Aos técnicos Eduardo Mattos *in memoriam* e Ênio Mattos, do Departamento de Zoologia, por todo o auxílio com a microscopia eletrônica, desde a preparação do material que contou com as inovadoras idéias do Ênio, até as muitas sessões no microscópio, sempre acompanhadas de bom-humor e competência.

Aos professores Drs. Mônica Toledo-Piza Ragazzo e Fernando Marques pela oportunidade de atuar no Programa de Aperfeiçoamento de Ensino do Instituto de Biociências, junto às disciplinas “Ictiologia Básica” e “Princípios de Sistemática e Biogeografia”.

Ao Dr. Ralf Britz (BMNH, Inglaterra) cuja curta convivência em seu curso de anatomia serviu de inspiração para este trabalho e me ensinou um pouco sobre a arte e a ciência da anatomia comparada. E em especial a todos os colegas e “*partners*” daquele já lendário curso em São Sebastião...

À professora Dra. Patrícia T. M. Cunningham, por acompanhar desde cedo meus primeiros passos na ictiologia, pelas muitas oportunidades de continuar aprendendo e ensinando, e por me ajudar, junto ao querido amigo Guilherme F. Gondolo, a manter a osmorregulação !

Minhas idas ao MZUSP sempre tiveram um componente adicional que é a convivência com os queridos amigos que fiz na Seção de Peixes. Todos eles sempre garantiram uma ótima conversa e me ensinaram muito sobre os peixes, a vida, o universo e tudo mais...

Aos meus companheiros de laboratório, com quem convivi muito menos do que gostaria, um muito obrigado por fazer da “Turma da Mônica” um grupo tão especial e seletivo de pessoas... Estendo estes agradecimentos também aos muitos amigos do Departamento de Zoologia, sempre me lembrando que a vida não é feita só de peixes (!), e especialmente aos caríssimos colegas do GD de Biogeografia, com quem aprendi tanto entre cafezinhos, bolachas e chocotone.

Aos grandes amigos de sempre, um pedido de desculpas por ter estado tão longe nos últimos tempos, sempre às voltas com a tese, e um agradecimento especial por saber que sempre estão por perto...

Aos meus pais, Alice e Roberto, por sempre incentivarem minhas aventuras no mundo do saber e confiarem nas minhas escolhas, e ao meu irmão John, que também se lança na vida acadêmica e a quem eu admiro muito. Um especial agradecimento aos “vovôs” e “vovós” (A-ice, Beto, Mada, Di e Cezar) que se desdoblaram para cuidar da Sarah quando eu e Karen estávamos às voltas com finais de teses.

...E por último, “mas não menos importante”, meus sinceros agradecimentos à Karen, que chegou à minha vida na época em que este projeto dava seus primeiros passos, com quem já construí tanto e que me deu uma das minhas maiores alegrias. Sua contribuição com este trabalho vai muito além da ajuda com leituras críticas, editoração de imagens, diagramação de páginas; não se limita à experiência compartilhada de alguém que recentemente passou por tudo isso com a própria tese; nem se restringe ao carinho e amor com que tem cuidado de tudo nos últimos meses, no *sprint* final desta tese. Sua contribuição é fazer de mim uma pessoa melhor a cada dia que passa.

RESUMO

Um dos principais desafios na ictiologia Neotropical moderna refere-se à sistemática de Characidae, uma família com aproximadamente 950 espécies, dois terços da diversidade de Characiformes. Recentemente, tem sido sugerido que subunidades de Characidae sejam primeiramente estudadas e reconhecidas visando um melhor entendimento da sistemática da família como um todo. Characinae é uma destas subunidades que guarda especial importância por incluir *Charax*, gênero-tipo de Characidae e Characiformes. Doze gêneros e 79 espécies têm sido incluídos em Characinae, mas a subfamília ainda não havia sido foco de estudo filogenético. No presente trabalho, 35 espécies de todos os gêneros de Characinae e 29 representantes de outras linhagens de Characiformes foram incluídas em uma matriz com 151 caracteres provenientes do estudo comparado da morfologia externa, miologia e osteologia, submetida a duas análises cladísticas. Uma delas, sem incluir o gênero *Priocharax*, resultou em 50 árvores igualmente parcimoniosas (L=697, IC=0.29, IR=0.73). No cladograma de consenso estrito, Characinae como tradicionalmente reconhecido não é um grupo monofilético. Os gêneros usualmente atribuídos à subfamília resultaram em dois clados separados, cada qual mais proximamente relacionado a diferentes subunidades de Characiformes. Sete gêneros formam o primeiro clado (*Phenacogaster* ((*Charax Roeboides*) (*Acanthocharax* (*Cynopotamus* (*Acestrocephalus Galeocharax*))))), ao qual o nome Characinae é restrito. Ele é sustentado por onze sinapomorfias não ambíguas e é mais relacionado em uma politomia a outros gêneros de Characidae (i.e., *Astyanax*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe* e *Tetragonopterus*). O segundo clado inclui a tribo Heterocharacini (*Lonchogenys* (*Heterocharax Hoplocharax*)) como grupo-irmão de *Gnathocharax*. Seis sinapomorfias não ambíguas sustentam o monofiletismo deste clado que, por sua vez, é mais proximamente relacionado a um clado formado por *Roestes* e *Gilbertolus*, com base em oito sinapomorfias não ambíguas. O resultado da análise não corrobora a hipótese de relacionamento próximo entre *Roestes* e *Gilbertolus* e Cynodontinae. A inclusão do gênero *Priocharax*, que compreende duas espécies miniatura (100 árvores, L=697, IC=0.29, IR=0.73) sugere que ele é mais relacionado aos Heterocharacini com base na morfologia do pseudotímpano, aparelho de Weber e esqueleto caudal. No entanto, as profundas modificações de sua anatomia possivelmente relacionadas a eventos de truncamento ontogenético dificultam um melhor entendimento a cerca das relações deste gênero. Um estudo anatômico detalhado de *Priocharax* pretende fornecer evidências adicionais no que se refere às suas relações filogenéticas. Com base na hipótese de relações obtida através da análise, é proposta uma nova classificação de Characinae e Roestinae.

ABSTRACT

One of the main challenges in modern Neotropical ichthyology refers to the systematics of the Characidae, a family with approximately 950 species, two-thirds of the diversity in Characiformes. It has been suggested that subunits of the Characidae should first be studied and recognized for a better understanding of the family as a whole. Characinae is one such subunit with special importance for including *Charax*, type-genus of the Characidae and Characiformes. Twelve genera and 79 species have been included in the Characinae, but the subfamily still lacked a phylogenetic diagnosis. In the present study, 35 species of all genera of the Characinae and 29 representing other lineages within Characiformes were included in a matrix with 151 characters from external morphology, myology and osteology, submitted to two cladistic analyses. One of them (excluding *Priocharax* from the dataset) resulted in 50 equally most parsimonious trees (L=697, IC=0.29, IR=0.73). In the strict consensus cladogram, Characinae as traditionally recognized is not a monophyletic group. Genera usually assigned to the subfamily resulted in two separate clades, each more related to different lineages in Characiformes. Seven genera form the first clade (*Phenacogaster* ((*Charax Roeboides*) (*Acanthocharax* (*Cynopotamus* (*Acestrocephalus Galeocharax*)))) to which the name Characinae is restricted. It is supported by eleven non-ambiguous synapomorphies and is more related in a polytomy to other genera of the Characidae (i.e., *Astyanax*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe* and *Tetragonopterus*). The second clade includes the tribe Heterocharacini (*Lonchogenys* (*Heterocharax Hoplocharax*)) as the sister-group of *Gnathocharax*. Six non-ambiguous synapomorphies support this clade, which is more related to a clade formed by *Roestes* and *Gilbertolus* based on eight non-ambiguous synapomorphies. Results presented in this study do not corroborate a close relationship between *Roestes* and *Gilbertolus* and the Cynodontinae. Inclusion of the genus *Priocharax*, with two miniature species (100 trees, L=697, CI=0.29, RI=0.73) suggests that it is more related to the Heterocharacini based on the morphology of the pseudotympanum, Weberian apparatus and caudal skeleton. The profound modifications in its anatomy possibly related to ontogenetic truncations, however, obscure a better understanding on the relations of this genus. A detailed anatomical study of *Priocharax* is being designed intended to provide additional evidence regarding its phylogenetic relationships. A new classification of the Characinae and the Roestinae is proposed based on the phylogenetic hypothesis obtained herein.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS.....	v
RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	viii
ÍNDICE.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
INTRODUÇÃO.....	1
Histórico taxonômico e hipóteses de relação.....	3
OBJETIVOS.....	8
MATERIAL & MÉTODOS.....	9
Táxons incluídos.....	9
Preparação do material e caracteres examinados.....	10
Análise filogenética.....	12
Material examinado.....	13
DESCRIÇÃO E DISCUSSÃO DOS CARACTERES.....	18
Morfologia externa.....	18
Miologia.....	23
Neurocrânio.....	49
Série orbital e nasal.....	61
Maxilas e dentição.....	76
Suspensório e série opercular.....	84
Arco hióide.....	95
Arcos branquiais.....	102
Esqueleto axial.....	109
Cintura peitoral.....	117
Cintura pélvica.....	127
Nadadeiras ímpares.....	131
RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA.....	140
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	159
Monofiletismo de Characinae.....	159
As tribos de Characinae e suas relações filogenéticas.....	162
Relações de Characinae com outros Characiformes.....	166
Heterocharacini e o monofiletismo de Cynodontidae.....	168
As relações de <i>Priocharax</i> , caracteres reductivos e miniaturização.....	173
Comentário sobre a tribo Exodontini Géry.....	177
Novos caracteres anatômicos e a sistemática de Characiformes.....	183
Proposta de classificação.....	186
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	187
FIGURAS.....	198
APÊNDICES.....	248
Matriz de dados (151 caracteres x 64 táxons terminais).....	248
Lista de sinapomorfias dos clados.....	252
Lista de transições dos caracteres.....	255

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 01. Vista lateral esquerda da nadadeira pélvica de (A) <i>Tetragonopterus</i> , (B) <i>Charax</i> e (C) <i>Hydrolycus</i>	198
FIGURA 02. Vista lateral esquerda do pseudotímpano de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acanthocharax</i> , (C) <i>Hoplocharax</i> , (D) <i>Lonchogenys</i> , (E) <i>Galeocharax</i> e (F) <i>Gilbertolus</i>	199
FIGURA 03. Vista lateral esquerda dos músculos da face de <i>Xenocharax</i>	200
FIGURA 04. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Phenacogaster</i> e (B) <i>Heterocharax</i>	201
FIGURA 05. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Acanthocharax</i> e (B) <i>Acestrocephalus</i>	202
FIGURA 06. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Roeboides</i>	203
FIGURA 07. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Gilbertolus</i> e (B) <i>Rhaphiodon</i>	204
FIGURA 08. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Exodon</i> e (B) <i>Roeboexodon</i>	205
FIGURA 09. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Phenacogaster</i> , (B) <i>Cynopotamus</i> e (C) <i>Acestrocephalus</i>	206
FIGURA 10. Vista lateral esquerda dos músculos da região póstero-ventral do suspensório de (A) <i>Xenocharax</i> , (B) <i>Heterocharax</i>	207
FIGURA 11. Vista medial da maxila inferior esquerda com musculatura associada de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acanthocharax</i> e (C) <i>Cynopotamus</i>	208
FIGURA 12. Vista medial da maxila inferior esquerda com musculatura associada de (A) <i>Phenacogaster</i> , (B) <i>Lonchogenys</i> e (C) <i>Gnathocharax</i>	209
FIGURA 13. Vista lateral esquerda de parte do neurocrânio e suspensório com musculatura associada de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Cynopotamus</i>	210
FIGURA 14. Vista lateral esquerda de parte do neurocrânio e suspensório com musculatura associada de <i>Galeocharax</i>	211
FIGURA 15. Vista medial do suspensório e musculatura associada de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Galeocharax</i>	212
FIGURA 16. Vista dorsal do mesetmóide de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> , (C) <i>Phenacogaster</i> e (D) <i>Heterocharax</i>	213

FIGURA 17. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) <i>Phenacogaster</i> e (B) <i>Heterocharax</i>	214
FIGURA 18. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) <i>Acestrocephalus</i> e (B) <i>Cynopotamus</i>	215
FIGURA 19. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Roeboides</i>	216
FIGURA 20. Vista lateral esquerda da região anterior do neurocrânio de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Bryconexodon</i> e (C) <i>Roeboexodon</i>	217
FIGURA 21. Vista lateral esquerda da série infraorbital de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> , (C) <i>Cynopotamus</i> e (D) <i>Acestrocephalus</i>	218
FIGURA 22. Vista lateral esquerda da série infraorbital de (A) <i>Galeocharax</i> , (B) <i>Heterocharax</i> e (C) <i>Roeboexodon</i>	219
FIGURA 23. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Phenacogaster</i>	220
FIGURA 24. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Roeboides</i>	221
FIGURA 25. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Acestrocephalus</i>	222
FIGURA 26. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Cynopotamus</i>	223
FIGURA 27. Vista dorsal do nasal direito de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Galeocharax</i> , (C) <i>Roeboexodon</i> e (D) <i>Hoplias</i>	224
FIGURA 28. Vista anterior do pré-maxilar esquerdo de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> , (C) <i>Phenacogaster</i> , (D) <i>Heterocharax</i> , (E) <i>Roeboides</i> , (F) <i>Exodon</i> e (G) <i>Bryconexodon</i>	225
FIGURA 29. Vista lateral esquerda do maxilar de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> , (C) <i>Gnathocharax</i> , (D) <i>Heterocharax</i> e (E) <i>Exodon</i>	226
FIGURA 30. Vista dorsal da região anterior do suspensório de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acanthocharax</i> e (C) <i>Cynopotamus</i>	227
FIGURA 31. Vista lateral esquerda do suspensório de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Phenacogaster</i>	228
FIGURA 32. Vista lateral esquerda do suspensório de (A) <i>Acestrocephalus</i> e (B) <i>Galeocharax</i>	229

FIGURA 33. Vista lateral esquerda do suspensório de (A) <i>Heterocharax</i> e (B) <i>Hoplocharax</i>	230
FIGURA 34. Vista lateral esquerda do suspensório de <i>Bryconexodon</i>	231
FIGURA 35. Vista lateral esquerda do arco hióide de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> , (C) <i>Acanthocharax</i> e (D) <i>Galeocharax</i>	232
FIGURA 36. Vista lateral esquerda do arco hióide de (A) <i>Phenacogaster</i> , (B) <i>Gnathocharax</i> e (C) <i>Lonchogenys</i>	233
FIGURA 37. Vista lateral esquerda do urohial de (A) <i>Acestrocephalus</i> e (B) <i>Lonchogenys</i>	234
FIGURA 38. Vista lateral esquerda do primeiro arco branquial de (A) <i>Heterocharax</i> e (B) <i>Charax</i>	235
FIGURA 39. Vista anterior do primeiro faringobranquial de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Cynopotamus</i>	235
FIGURA 40. Vista dorsal do quinto ceratobranquial e placa faríngea ventral do lado direito de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> , (C) <i>Galeocharax</i> , (D) <i>Gnathocharax</i> , (E) <i>Bryconexodon</i> e (F) <i>Hydrolycus</i>	236
FIGURA 41. Vista lateral esquerda do aparelho de Weber de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Gnathocharax</i> e (C) <i>Heterocharax</i>	237
FIGURA 42. Vista lateral esquerda das terceira à sétima vértebras caudais de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> e (C) <i>Cynopotamus</i>	238
FIGURA 43. Vista anterior da quinta vértebra e par de costelas associado de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Phenacogaster</i>	239
FIGURA 44. Vista lateral esquerda da cintura peitoral esquerda de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Cynopotamus</i> , (C) <i>Lonchogenys</i> e (D) <i>Gnathocharax</i>	240
FIGURA 45. Vista medial do pós-cleito I esquerdo de (A) <i>Xenocharax</i> , (B) <i>Charax</i> , (C) <i>Hoplocharax</i> e (D) <i>Roeboexodon</i>	241
FIGURA 46. Vista ventral da cintura pélvica de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Bryconexodon</i> e (C) <i>Gnathocharax</i>	241
FIGURA 47. Vista anterior do primeiro raio da nadadeira dorsal de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> e (C) <i>Exodon</i>	242
FIGURA 48. Vista lateral esquerda dos três raios mais posteriores da nadadeira dorsal de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Bryconexodon</i>	243
FIGURA 49. Vista lateral esquerda dos oito raios mais anteriores da nadadeira anal de (A) <i>Gnathocharax</i> e (B) <i>Charax</i>	243

FIGURA 50. Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Lonchogenys</i>	244
FIGURA 51. Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de <i>Roeboexodon</i>	245
FIGURA 52. Cladograma de consenso estrito com número dos clados acima dos ramos.....	246
FIGURA 53. Cladograma mostrando as relações filogenéticas de (A) Characinae e (B) Roestinae, com sinapomorfias não ambíguas acima dos ramos e ambíguas abaixo dos ramos.....	247

A ordem Characiformes inclui peixes de água doce com grande importância taxonômica na região Neotropical devido à elevada diversidade do grupo nesta zona biogeográfica. Segundo Reis *et al.* (2003), há quase 1500 espécies válidas nesta ordem nas Américas, sendo que a ictiofauna amazônica, a mais rica fauna de peixes de água doce do mundo, é dominada por peixes deste grupo (Géry, 1984; Lowe-McConnell, 1996). São reconhecidas atualmente 18 famílias, 14 das quais ocorrem na região Neotropical e as quatro restantes na África (Buckup, 1998; Reis *et al.*, 2003; Nelson, 2006).

O conhecimento sobre a sistemática dos Characiformes avançou bastante nos últimos 30 anos, principalmente após a mudança de enfoque dos métodos analíticos resultantes do advento da Sistemática Filogenética (Vari, 1998). Contudo, ainda existem questões importantes não resolvidas em diversos níveis taxonômicos da ordem devido ao grande número de táxons associado à sua elevada diversidade morfológica. Neste contexto, trabalhos direcionados para dois aspectos principais podem contribuir para a elucidação destas questões: por um lado, estudos voltados para o conhecimento das relações filogenéticas entre as famílias da ordem e por outro, estudos enfocando a sistemática da família Characidae.

Se por um lado o monofiletismo das demais famílias da ordem é relativamente bem corroborado, a sistemática da família Characidae representa atualmente um dos grandes desafios na ictiologia neotropical moderna. Apesar de alguns estudos terem abordado a questão do monofiletismo de Characidae (e.g., Lucena, 1993; Moreira, 2007; Mirande, 2009), não existem hipóteses sustentando a condição monofilética desta família. Além disso, Characidae agrupa atualmente cerca de 950 espécies, quase dois terços da diversidade de Characiformes, sendo que este número pode atingir 1400 espécies segundo estimativas de trabalhos em andamento (Reis *et al.* 2003). Destas, apenas 300 estão organizadas em 13 subfamílias (incluindo Stevardiinae *sensu* Weitzman *et al.*, 2005), sendo as 650 restantes consideradas *incertae sedis* em Characidae (Lima *et al.* 2003).

Em uma ampla revisão sobre a sistemática e classificação de Characidae, Weitzman & Malabarba (1998) sugeriram que para se propor hipóteses sobre o monofiletismo desta família, suas subunidades e as inter-relações entre elas deveriam ser melhor estudadas. Neste contexto, algumas das subfamílias de Characidae já foram ou continuam sendo abordadas dentro do paradigma filogenético, como Serrasalminae (Machado-Allison, 1983; 1985), Stethaprioninae (Reis, 1989), Glandulocaudinae

(Weitzman & Menezes, 1998; Weitzman *et al.*, 2005), Cheirodontinae (Malabarba, 1998), Stevardiinae (Weitzman *et al.*, 2005) ou outros subgrupos da família (e.g., Malabarba & Weitzman, 2003).

Uma das subunidades de Characidae, a subfamília Characinae, guarda especial importância por conter *Charax* Scopoli, o gênero-tipo da família e da ordem. A definição mais recente de Characinae foi apresentada por Lucena & Menezes (2003) que agruparam doze gêneros e 73 espécies nesta subfamília com base no formato relativamente alto do corpo, especialmente em sua porção anterior onde uma gibosidade é comumente visível; na presença de mais de 20 dentes cônicos no maxilar; na presença de pseudotímpano anteriormente à primeira costela pleural e na retenção da nadadeira peitoral de larva em exemplares com até 41 mm de comprimento padrão. No entanto, a universalidade destas características, tanto nos representantes de Characinae quanto nos demais Characidae, ainda carece de investigação mais aprofundada para se determinar em que níveis elas constituem sinapomorfias e os próprios autores consideraram este agrupamento preliminar uma vez que um estudo detalhado das relações filogenéticas destes gêneros ainda não havia sido realizado (Lucena & Menezes, 2003).

Os Characinae são popularmente conhecidos como peixes-cachorra, peixes-cigarra, dentudos e tetras-vidro (*glass tetras*), dentre outros nomes (Géry, 1977; Lucena & Menezes, 2003). A subfamília tem uma ampla distribuição na região Neotropical que reflete a distribuição de alguns de seus gêneros mais especiosos, como *Roeboides* que ocorre em ambos os lados dos Andes e, na América do Sul cis-andina, ocorre ao norte desde as drenagens na costa da Venezuela, até afluentes da bacia dos Rios Paraguai e Uruguai na Argentina. Em contraposição, há quatro gêneros monotípicos cujas distribuições são bastante restritas, como *Acanthocharax*, do Rio Essequibo e algumas drenagens na Guiana, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, com dos Rios Negro e Purus (Lucena & Menezes, 2003; M. Toledo-Piza, com. pess.). São peixes predominantemente carnívoros que se alimentam basicamente de insetos ou outros peixes (Géry, 1977; Lucena & Menezes, 2003), mas espécies de *Roeboides* possuem dentes mamiliformes externos à boca com os quais arrancam escamas de outros peixes das quais se alimentam (Sazima & Machado, 1982; Sazima, 1983). São peixes de pequeno a médio porte, com os maiores exemplares não ultrapassando 240 mm de comprimento padrão no gênero *Cynopotamus* e incluindo também duas espécies miniatura do gênero *Priocharax*, um dos menores Characiformes conhecidos, cujo comprimento máximo registrado é de 17 mm (Lucena & Menezes, 2003).

HISTÓRICO TAXONÔMICO E HIPÓTESES DE RELAÇÕES

A história taxonômica de Characinae é confusa, já que este nome está historicamente relacionado a um agrupamento que inclui atualmente os representantes da família Characidae (e.g., Regan, 1911; Gregory & Conrad, 1938; Weitzman, 1962; 1964). No entanto, uma definição mais restrita de Characinae já havia sido utilizada por Eigenmann (1909; 1910) para agrupar cinco gêneros, *Charax*, *Cynopotamus* Valenciennes, *Roestes* Günther, *Roeboides* Günther e *Salminus* Agassiz, com base no formato geral do corpo e presença de dentes cônicos nas maxilas. Outros nove gêneros foram subsequentemente adicionados à subfamília, incluindo *Acanthocharax* Eigenmann, *Acestrocephalus* Eigenmann, *Exodon* Müller & Troschel, *Gilbertolus* Eigenmann, *Heterocharax* Eigenmann, *Hoplocharax* Géry, *Lonchogenys* Myers, *Priocharax* Weitzman & Vari e *Roeboexodon* Géry (Eigenmann, 1912; 1922; Myers, 1960; Géry, 1966; 1977; Weitzman & Vari, 1987). Em um estudo não inserido no paradigma filogenético propriamente dito, Howes (1976) considerou o agrupamento destes gêneros em nível de tribo (Characini) e, com base em características da musculatura facial, excluiu sete deles desta tribo (*Exodon*, *Gilbertolus*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Roestes* e *Salminus*).

O conceito mais recente sobre a composição da subfamília Characinae foi apresentado por Lucena & Menezes (2003). Nesta classificação, foram incluídas 73 espécies reunidas em 12 gêneros: *Acanthocharax* (monotípico), *Acestrocephalus* (quatro espécies), *Charax* (16 espécies), *Cynopotamus* (11 espécies), *Galeocharax* Fowler (três espécies), *Gnathocharax* Fowler (monotípico), *Heterocharax* (três espécies), *Hoplocharax* (monotípico), *Lonchogenys* (monotípico), *Phenacogaster* Eigenmann (10 espécies), *Priocharax* (duas espécies) e *Roeboides* (20 espécies). Os gêneros mais especiosos, *Charax* e *Roeboides*, foram revisados por Lucena (1987) e Lucena (1998; 2000a), respectivamente, e posteriormente o autor descreveu novas espécies de *Charax* (Lucena, 1989) e *Roeboides* (Lucena, 2000b; 2001; 2003; 2007). Toledo-Piza (2000b) realizou a revisão taxonômica de *Heterocharax* em que descreveu duas novas espécies e *Acestrocephalus* foi recentemente revisado por Menezes (2006), que reconheceu oito espécies válidas, cinco das quais descritas como novas. Trabalhos mais recentes revalidaram ou descreveram uma nova espécie de *Galeocharax* e *Cynopotamus*, respectivamente (Menezes, 2007a; 2007b). *Phenacogaster* parece ter uma diversidade

maior do que a reconhecida até recentemente, como mostrou a revisão taxonômica não publicada de Lucena, Z. (2003) que propôs dez novas espécies para o gênero, e a recente descrição de uma nova espécie deste gênero (Lucena, Z. & Gama, 2007), não contemplada na referida revisão. Exemplares de *Gnathocharax* e *Lonchogenys* já foram examinados em um contexto taxonômico e aparentemente só incluem uma espécie cada (Toledo-Piza, com. pess.). Os demais gêneros, *Acanthocharax*, *Hoplocharax* e *Priocharax* não foram objeto de revisões taxonômicas recentes. Com isso, o número de espécies atualmente reconhecidas passa a ser 79.

Os representantes da subfamília já foram incluídos em algumas análises cladísticas (Lucena, 1993; 1998; 2000a; Mirande, 2009). No estudo de Lucena (1993), que tinha por objetivo uma diagnose da família Characidae com base em caracteres derivados, os representantes de Characinae não resultaram em um agrupamento natural, com *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* mais relacionados a *Roestes* do que aos demais representantes da subfamília, e *Phenacogaster* mais relacionado a uma grande politomia envolvendo gêneros *incertae sedis* em Characidae. Posteriormente, numa tentativa de posicionar o gênero *Roeboides* filogeneticamente, Lucena (1998) sugeriu que os 12 gêneros de Characinae assinalados acima formariam um grupo monofilético. Entretanto, o próprio autor afirmou que os resultados das relações entre os gêneros de Characinae apresentados eram “preliminares e deveriam ser encarados apenas como uma tentativa de posicionar o gênero [*Roeboides*] em um contexto mais amplo dentro de Characidae”. Porém, por falta de estudos mais detalhados sobre as relações entre gêneros, o estudo de Lucena (1998) foi utilizado como base para a atual definição de Characinae (Lucena & Menezes, 2003). A hipótese proposta mais recentemente por Mirande (2009), com enfoque na família Characidae, incluiu nove dos doze gêneros de Characinae (*sensu* Lucena & Menezes, 2003) e estes não resultaram em um grupo monofilético, com *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* resultando em um clado basal na família não relacionado aos demais representantes da subfamília.

Algumas subunidades de Characinae também já foram propostas por alguns autores. A tribo Heterocharacini foi criada por Géry (1966) para abrigar os gêneros *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*. Howes (1976) propôs que *Gnathocharax* estaria mais relacionado a estes gêneros, mas sugeriu que eles poderiam ser mais relacionados aos Tetragonopterinae. Lucena (1993) corroborou a hipótese das relações de *Gnathocharax* e relacionou estes gênero junto com os Heterocharacini a *Roestes*,

atualmente incluído em Cynodontidae (Lucena & Menezes, 1998), numa posição mais basal em Characidae.

Outra subunidade da subfamília Characinae inclui *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax*, proposta como uma subfamília distinta, Cynopotaminae, por Menezes (1976). Posteriormente, no entanto, Menezes questionou o posicionamento de Cynopotaminae fora de Characinae através de comunicação pessoal (Weitzman & Vari, 1987). Anteriormente, Géry & Vu-Tân-Tuê (1963) já haviam considerado estes táxons mais relacionados aos gêneros *Charax* e *Roestes*. *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax* resultaram em um agrupamento parafilético no estudo de Lucena (1993), mas resultaram em um grupo monofilético em análises subseqüentes (Lucena, 1998; 2000a). Mirande (2009) também incluiu estes três gêneros em sua análise que resultaram em um grupo monofilético dentro da subfamília Characinae.

A hipótese de grupo irmão entre *Charax* e *Roeboides* tem sido considerada um consenso por vários autores (Howes, 1976; Lucena, 1993; 1998; 2000a; Mirande, 2009). Já o gênero *Acanthocharax* foi proposto como mais relacionado ao clado *Charax* e *Roeboides* (Lucena, 1998), embora tenha sido relacionado a um grupo mais inclusivo de Characinae em outras hipóteses (Lucena, 1993; 2000a).

Por fim, o posicionamento filogenético de *Priocharax* ainda é desconhecido. As duas espécies conhecidas são consideradas miniatura *sensu* Weitzman & Vari (1988), com tamanho variando entre 11-17 mm de comprimento padrão, e apresentam redução de muitas estruturas anatômicas (e.g., sistema látero-sensorial, número de escamas e raios, ossos da cabeça) o que dificulta a codificação de muitos dos caracteres em uma análise filogenética. Weitzman & Vari (1987) propuseram, com base na presença de numerosos dentes cônicos e maxilares alongados, que *Priocharax* fosse mais relacionado aos Characinae e o gênero resultou como o mais basal de Characinae em hipóteses propostas posteriormente (Lucena, 1998; 2000a). Contudo, a ausência de muitos caracteres em *Priocharax* pode representar uma condição especializada e não necessariamente significar um posicionamento basal deste gênero na subfamília.

Além da questão relacionada ao monofiletismo de Characinae e às hipóteses por vezes divergentes no que diz respeito ao reconhecimento e às relações de suas subunidades, outro problema ainda em aberto refere-se às relações desta subfamília com os demais Characiformes. Com base na presença de dentes cônicos, boca em posição oblíqua e formato do corpo, *Gilbertolus* e *Roestes* (= Roestinae) e *Cynodon*, *Hydrolycus*

e *Rhaphiodon* (= Cynodontinae) já foram relacionados aos Characinae por diversos autores ao longo da história da classificação desta subfamília (e.g., Eigenmann, 1922; Howes, 1976; Géry, 1977). Embora *Roestes* tenha sido relacionado a alguns gêneros de Characinae no estudo de Lucena (1993), mais recentemente este gênero foi incluído com *Gilbertolus* na subfamília Roestinae, proposta como grupo-irmão de Cynodontinae (Lucena & Menezes, 1998), hipótese já levantada anteriormente por Howes (1976). Ambas as subfamílias (= Cynodontidae) foram consideradas grupo-irmão de *Acestrorhynchus* (Acestrorhynchidae), porém a relação deste clado com os Characinae não foi investigada (Lucena & Menezes, 1998). Anteriormente, Géry (1977) havia proposto uma relação de parentesco entre *Acestrorhynchus* e Characinae, inferido através da classificação fornecida pelo autor que considerou duas tribos (Characini e Acestrorhynchini) na subfamília Characinae. Géry (1977) considerou ainda uma terceira tribo em Characinae (Bramocharacini) para incluir o gênero *Bramocharax*, possivelmente mais relacionado a representantes de “Tetragonopterinae” (Rosen, 1972; Howes, 1976; Mirande, 2009).

Em um contexto filogenético mais amplo, a recente análise de Moreira (2007) incluiu representantes de quatro gêneros de Characinae que não resultaram em um agrupamento monofilético, sendo um clado formado por *Charax* e *Galeocharax* mais relacionado a *Oligosarcus*, *Gnathocharax* mais relacionado a *Roeboexodon*, e *Phenacogaster* mais próximo de representantes de Cheirodontinae e outros Characidae *incertae sedis* (*sensu* Lima *et al.*, 2003). Mirande (2009) propôs que o clado formado pelos gêneros *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* seria o grupo-irmão dos gêneros *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon*. Com base nisso, o autor incluiu todos estes gêneros em uma nova definição de Characinae e propôs Rhoadsiinae como grupo-irmão desta subfamília.

Análises baseadas em caracteres moleculares incluindo representantes de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) ainda são escassas e limitadas no número de gêneros incluídos. Dentre os 53 táxons terminais utilizados por Ortí & Meyer (1997) apenas *Cynopotamus* e *Gnathocharax* foram incluídos como representantes da subfamília, e estes foram propostos como mais relacionados a Cheirodontinae e Ctenoluciidae, respectivamente. A análise de Calcagnotto *et al.* (2005) incluiu 135 táxons terminais e um número maior de caracteres, mas incluiu apenas *Roeboides* como representante de Characinae, que foi posicionado em um clado com *Exodon*, mais relacionado aos Cheirodontinae. Mais recentemente, Javonillo *et al.* (2010) realizaram

uma ampla análise molecular da família Characidae, incluindo *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* como representantes de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003). Como resultado, os autores propuseram um clado reunindo quatro deles (*Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*) e *Gnathocharax* resultou em uma posição mais basal em Characidae, não relacionado aos quatro primeiros.

A falta de uma diagnose de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) com base em caracteres derivados dificulta considerações sobre a posição filogenética de vários outros táxons que já foram relacionados em diversas ocasiões aos representantes desta subfamília, mas que atualmente são considerados *incertae sedis* em Characidae (*sensu* Lima et al., 2003). A inclusão ou exclusão destes táxons de Characinae também tem implicações no reconhecimento do monofiletismo da subfamília. Exemplos incluem *Serrabrycon* Vari (Weitzman & Vari, 1987), *Genycharax* Eigenmann (Howes, 1976; Géry, 1977) além de *Exodon* e *Roeboexodon* (Eigenmann, 1912; Géry, 1959; Myers, 1960; Géry, 1977), entre outros. Neste contexto, *Phenacogaster* é um exemplo de um táxon tradicionalmente classificado em Tetragonopterinae (e.g., Géry, 1977) e que, com base na re-interpretação de caracteres morfológicos, passou a ser relacionado aos Characinae (Malabarba & Lucena, 1995; Lucena, 1998).

- Alexander, R.McN. 1964.** Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American Characinoid fish. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* **45**: 169-190.
- Bertaco, V.A. & Lucena, C.A.S. 2006.** Two new species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from eastern Brazil, with a synopsis of the *Astyanax scabripinnis* species complex. *Neotropical Ichthyology* **4**: 53-60.
- Bertaco, V.A. & Malabarba, L.R. 2005.** A new species of *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characidae) from the upper rio Tocantins drainage, with bony hooks on fins. *Neotropical Ichthyology* **3**: 83-88.
- Bertaco, V.A. & Malabarba, L.R. 2007.** A New Species of *Hasemania* from the Upper Rio Tapajós Drainage, Brazil (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Copeia* **2007**: 350-354.
- Bertaco, V.A.; Malabarba, L.R.; Hidalgo, M. & Ortega, H. 2007.** A new species of *Hemibrycon* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the río Ucayali drainage, Sierra del Divisor, Peru. *Neotropical Ichthyology* **5**: 251-257.
- Böhlke, J.E. 1953.** Studies on fishes of the family Characidae. No. 4. A review of the genus *Microchemobrycon* with descriptions of two new species. *Annual Magazine of Natural History (series 12)* **6**: 841-849.
- Britz, R. & Conway, K. 2009.** Osteology of *Paedocypris*, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). *Journal of Morphology* **270**: 389-412.
- Buckup, P.A. 1998.** Relationships of the Characidiinae and phylogeny of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 123-144.
- Calcagnotto, D.; Schaefer, S.A. & DeSalle, R. 2005.** Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36**: 135-153.
- Carvalho, T.P. & Bertaco, V.A. 2006.** Two new species of *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characidae) from upper rio Tapajós basin on Chapada dos Parecis, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology* **4**: 301-308.
- Castro, R.M.C. 1984.** *Osteologia e relações filogenéticas de Engraulisoma taeniatum Castro, 1981 (Ostariophysi, Characiformes, Characidae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 168p.
- Castro, R.M.C. & Castro, M.M.C. 1987.** Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia* **3**: 25-32.
- Castro, R.M.C. & Vari, R.P. 1990.** *Moojenichthys* Miranda-Ribeiro (Pisces: Ostariophysi: Characidae), a phylogenetic reappraisal and redescription. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **103**: 525-542.
- Castro, R.M.C. & Vari, R.P. 2004.** Detritivores of South America fish family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a

phylogenetic and revisionary study. *Smithsonian Contributions to Zoology* **622**: 1-189.

Coombs, S.; Janssen, J. & Webb, J.F. 1988. Diversity of lateral line systems: evolutionary and functional considerations. In: Atema, J.; Fay, R.R.; Popper, A.N. & Tavolga, W.N. (eds.). *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, Nova Iorque. Pp 553-593.

Diogo, R. & Chardon, M. 2000. Homologies among different *adductor mandibulae* sections of teleostean fishes, with special regards to catfishes (Teleostei: Siluriformes). *Journal of Morphology* **243**: 193-208.

Edgeworth, F.H. 1935. *The cranial muscles of vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge, 493p.

Eigenmann, C.H. 1909. The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archelenis theory. In: *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899*. *Zoology* 3 (pt 3): 225-374.

Eigenmann, C.H. 1910. Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. In: *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899*. *Zoology* 3 (pt 4): 375-511.

Eigenmann, C.H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum* 5. 578p + 103 pls.

Eigenmann, C.H. 1917. The American Characidae, Part 1. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* **43**: 1-102.

Eigenmann, C.H. 1922. The fishes of western South America, Part I. *Memoirs of the Carnegie Museum* 9. 346p + 35 pls.

Eigenmann, C.H. & Myers, G.S. 1929. The American Characidae, Part 5. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* **43**: 429-574.

Fink, S.V. & Fink, W.L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society* **72**: 297-353.

Fink, S.V. & Fink, W.L. 1996. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). In: Stiassny, M.L.J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D. (eds.). *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego. Pp 209-249.

Fink, W.L. & Weitzman, S.H. 1974. The so-called cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **172**: 1-46.

Géry, J. 1959. Contributions a l'étude des poissons characoïdes (Ostariophysi) II. *Roeboexodon* gen. n. de Guyane, redescription de *R. guyanensis* (Puyo, 1948) et relations probables avec les formes voisines. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, 2^{ème} série* **31**: 345-352.

Géry, J. 1964. Poissons characoïdes nouveaux ou non signalés de l'Ilha do Bananal, Brésil. *Vie et Milieu suppl* **17**: 447-471.

Géry, J. 1966. *Hoplocharax goethei*, a new genus and species of South American characoid fishes, with a review of the sub-tribe Heterocharacini. *Ichthyologica* **38**: 281-296.

- Géry, J. 1977.** *Characoids of the world*. THF Publications, Neptune City. 672p.
- Géry, J. 1980.** Um nouveau poisson characoïde occupant la niche des mangeurs d'écaillés dans le haut rio Tapajoz, Brésil: *Bryconexodon juruenae* n. g. sp. *Revue Française d'Aquariologie* **7**: 1-8.
- Géry, J. 1984.** The fishes of Amazonia. In: Sioli, H. (ed.). *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. W. Junk Publishers, Netherlands. Pp 353-369.
- Géry, J. & Vu-Tân-Tuê. 1963.** Définitions de *Cynopotamus* Val. et genres voisins (Pisces, Characoidei) (Suite). III. Définitions et clés des genres et des espèces. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, 2^{ème} série* **35**: 238-246.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2003.** *TNT: Tree Analysis using New Technology, version 1.1*. Program and documentation, available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774-786.
- Gosline, W.A. 1986.** Jaw muscle configuration in some higher teleostean fishes. *Copeia* **3**: 705-713.
- Gosline, W.A. 1989.** Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. *Journal of Zoology, London* **218**: 649-661.
- Gregory, W.K. & Conrad, G.M. 1938.** The phylogeny of the characin fishes. *Zoologica* **23**: 319-360.
- Günther, A. 1864.** Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scolopelidae, Stomiatidae, in the collection of the British Museum. In: *Catalogue of the fishes in the British Museum (London)* **5**: 455p.
- Hennig, W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana. 263p.
- Howes, G.J. 1976.** The cranial musculature and taxonomy of characid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology* **29**: 201-248.
- de la Hoz, E. & Chardon, M. 1984.** Skeleton, muscles, ligaments and swim-bladder of a gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* Bloch & Schneider (Ostariophysi Gymnotoidei). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège, 53^{ème} annee*, **1**: 9-53.
- Javonillo, R.; Malabarba, L.R.; Weitzman, S.H. & Burns, J.R. 2010.** Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), based on molecular sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**: 498-511.
- Jégu, M.; dos Santos, G.M. & Ferreira, E. 1991.** Une nouvelle espèce de *Bryconexodon* (Pisces, Characidae) décrite du bassin du Trombetas (Parà, Brésil). *Journal of Natural History* **25**: 773-782.
- Kardong, K.V. 1997.** *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. 2^a ed. WCB McGraw-Hill, Nova Iorque. 768p.
- Lauder, G.V. 1980.** Evolution of the Feeding Mechanism in Primitive

Actinopterygian Fishes: A Functional Anatomical Analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology* **163**: 283-317.

Lima, F.C.T. 2001. *Revisão taxonômica do gênero Brycon Mueller & Troschel, 1844, dos rios da América do Sul cisandina (Pisces, Ostariophysi, Characiformes, Characidae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 312p.

Lima, F.C.T.; Malabarba, L.R.; Buckup, P.A.; da Silva, J.F.P.; Vari, R.P.; Harold, A.; Benine, R.; Oyakawa, O.T.; Pavanelli, C.S.; Menezes, N.A.; Lucena, C.A.S.; Malabarba, M.C.S.L.; Lucena, Z.M.S.; Reis, R.E.; Langeani, F.; Cassati, L.; Bertaco, V.A.; Moreira, C. & Lucinda, P.H.F. 2003. Genera *Incertae Sedis* in Characidae. In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (orgs.). *Checklist of the freshwater fishes of South and Central América*. EDIPUCRS, Porto Alegre. □P 106-169.

Lowe-McConnell, R.H. 1996. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP, São Paulo. 534p.

Lucena, C.A.S. 1987. Revisão e redefinição do gênero neotropical *Charax* Scopoli, 1777 com a descrição de quatro espécies novas (Pisces; Characiformes; Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Porto Alegre* **40**: 5-124.

Lucena, C.A.S. 1988. Lista comentada das espécies do gênero *Roeboides* Günther, 1864 descritas para as bacias dos rios Amazonas, São Francisco e da Prata (Characiformes, Characidae, Characinae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **1**: 29-47.

Lucena, C.A.S. 1989. Trois nouvelles espèces du genre *Charax* Scopoli, 1777 pour □P région Nord du Brésil (Characiformes, Characidae, Characinae). *Revue Française d'Aquariologie* **15**: 97-104.

Lucena, C.A.S. 1993. *Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 158p.

Lucena, C.A.S. 1998. Relações filogenéticas e definição do gênero *Roeboides* Günther (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **11**: 19-59.

Lucena, C.A.S. 2000a. Revisão taxonômica e filogenia das espécies transandinas do gênero *Roeboides* Günther (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **13**: 3-63.

Lucena, C.A.S. 2000b. Duas novas espécies do gênero *Roeboides* Günther das bacias dos rios Orinoco e Amazonas (Teleostei, Characiformes, Characidae). *Biociências, Porto Alegre* **8**: 153-162.

Lucena, C.A.S. 2001. Uma nova espécie de *Roeboides* Günther da região superior da bacia Amazônica (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Biotemas* **14**: 61-70.

Lucena, C.A.S. 2003. Revisão taxonômica e relações filogenéticas das espécies de *Roeboides* grupo-*microlepis* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Iheringia, série Zoologia, Porto Alegre* **93**: 283-308.

- Lucena, C.A.S. 2007.** Revisão taxonômica das espécies do gênero *Roeboides* grupo-*affinis* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Iheringia, série Zoologia, Porto Alegre* **97**: 117-136.
- Lucena, C.A.S. & Menezes, N.A. 1998.** A phylogenetic analysis of *Roestes* Günther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 261-278.
- Lucena, C.A.S. & Menezes, N.A. 2003.** Subfamily Characinae. In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (orgs.). *Checklist of the freshwater fishes of South and Central América*. EDIPUCRS, Porto Alegre. □P 200-208.
- Lucena, Z.M.S. 2003.** *Revisão taxonômica do gênero Phenacogaster Eigenmann, 1907 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae)*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 243p.
- Lucena, Z.M.S. & Gama, C.S. 2007.** *Phenacogaster apletostigma*, nova espécie de peixe do Estado do Amapá, Brasil (Characiformes, Characidae). *Revista Brasileira de Zoologia* **24**: 151-156.
- Machado-Allison, A. 1983.** Estudos sobre a sistemática de la subfamília Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discusion sobre la condicion monofiletica de la subfamília. *Acta Biológica Venezuelica* **11**: 145-195.
- Machado-Allison, A. 1985.** Estudos sobre la sistemática de la subfamília Serrasalminae. Parte III. Sobre la status genérico y relaciones filogenéticas de los gêneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Teleostei-Characidae-Serrasalminae). *Acta Biológica Venezuelica* **12**: 19-42.
- Malabarba, L.R. 1998.** Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (□P□.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. □P 193-233.
- Malabarba, L.R. & Lucena, Z.M.S. 1995.** *Phenacogaster jancupa*, new species, with comments on the relationships and a new diagnosis of the genus (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **6**: 337-344.
- Malabarba, L.R. & Weitzman, S.H. 2003.** Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **16**: 67-151.
- Mattox, G.M.T. 2005.** *Revisão taxonômica de Hoplias aimara (Valenciennes, 1846) e Hoplias macrophthalmus (Pellegrin, 1907) e estudo comparado da musculatura facial de Hoplias aimara (Valenciennes, 1846) e outros Erythrinidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 92p.
- McAllister, 1968.** The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular, and hyoid bones and the classification of teleostome fishes,

living and fossil. *Bulletin (National Museum of Canada)* **221**: 239p + 21 pls.

Menezes, N.A. 1969. Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces, Characidae). *Arquivos de Zoologia, São Paulo* **18**: 1-150.

Menezes, N.A. 1974. Redescription of the genus *Roestes* (Pisces, Characidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* **27**: 219-225.

Menezes, N.A. 1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei). *Arquivos de Zoologia, São Paulo* **28**: 1-91.

Menezes, N.A. 1977. *Acestrocephalus boehlkei*, a new and disjunct Cynopotaminae from Ecuadorean and Peruvian Amazon (Osteichthyes, Ostariophysi, Characidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* **30**: 185-193.

Menezes, N.A. 1987a. Three new species of the characid genus *Cynopotamus* Valenciennes, 1849, with remarks on the remaining species (Pisces, Characiformes). *Beaufortia* **37**: 1-9.

Menezes, N.A. 1987b. Três espécies novas de *Oligosarcus* Günther, 1864 e redefinição taxonômica das demais espécies do gênero (Osteichthyes, Teleostei, Characidae). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo* **11**: 1-39.

Menezes, N.A. 2006. Descriptions of five new species of *Acestrocephalus* Eigenmann and redescription of *A. sardina* and *A. boehlkei* (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **4**: 358-400.

Menezes, N.A. 2007a. *Charax goeldii* Fowler, 1913 a valid species of *Galeocharax* Fowler (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **5**: 21-24

Menezes, N.A. 2007b. A new species of *Cynopotamus* Valenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae) with a key to the species of the genus. *Zootaxa* **1635**: 55-61.

Menezes, N.A. & Géry, J. 1983. Seven new acestrorhynchin characid species (Osteichthyes, Ostariophysi, Characiformes) with comments on the systematics of the group. *Revue Suisse de Zoologie* **90**: 563-592.

Menezes, N.A. & Lucena, C.A.S. 1998. Revision of the subfamily Roestinae (Ostariophysi: Characiformes: Cynodontidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **9**: 279-291.

Menezes, N.A. & Weitzman, S.H. 1990. Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulocaudin fishes of Brazil and Paraguay. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **103**: 380-426.

Miquelarena A.A. 1982. Estudio comparado del esqueleto caudal en peces characoideos de la Republica Argentina II. Familia Characidae. *Limnobiós* **2**: 277-304.

Mirande, J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* **25**: 1-40.

Moreira, C.R. 2007. *Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysi)*. Tese de

Doutorado, Universidade de São Paulo. 468p.

Moreira, C.R.; Landim, M.I. & Di Dario, F. 2007. Pseudotympanum, an additional synapomorphy for Otophysi (Teleostei, Ostariophysi). *2007 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists*, Saint Louis, Missouri. Abstracts.

Myers, G.S. 1958. Trends in the evolution of teleostean fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* **7**: 27-30.

Myers, G.S. 1960. The South American characid genera *Exodon*, *Gnathoplax*, and *Roeboexodon*, with notes on the ecology and taxonomy of characid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* **7**: 206-211.

Nelson, G.J. 1972. Cephalic sensory canals, pitlines, and the classification of esocoid fishes, with notes on galaxiids and other teleosts. *American Museum Novitates* **2492**: 1-49.

Nelson, G.J. & Platnick, N. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York. 567p.

Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. 4^a ed. John Wiley & Sons, Hoboken. 701p.

Nixon, K.C. & Carpenter, J.C. 1993. On outgroups. *Cladistics* **9**: 413-426.

Ortí, G. & Meyer, A. 1997. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences *Systematic Biology* **46**: 75-100.

Oyakawa, O.T. 1998. *Relações filogenéticas das famílias Pyrrhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes:*

Characiformes). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 200p.

Oyakawa, O.T. & Mattox, G.M.T. 2009. Revision of the neotropical trahiras of the *Hoplias lacerdae* species-group (Ostariophysi: Characiformes: Erythrinidae) with descriptions of two new species. *Neotropical Ichthyology* **7**: 117-140.

Patterson, C. & Johnson, G.D. 1995. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology* **559**: 1-87.

de Pinna, M.C.C. 1996. A phylogenetic analysis of the Asian catfish families Sisoridae, Akysidae, and Amblycipitidae, with a hypothesis on the relationships of the neotropical Aspredinidae. *Fieldiana, Zoology* **84**: 1-83.

Quagio-Grassiotto, I.; Gameiro, M.C.; Schneider, T.; Malabarba, L.R. & Oliveira, C. 2003. Spermiogenesis and spermatozoa ultrastructure in five species of the Curimatidae with some considerations on spermatozoal ultrastructure in the Characiformes. *Neotropical Ichthyology* **1**: 35-45.

Regan, C.T. 1911. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi - 1. Cyprinoidea *Annals and Magazine of Natural History, 8th series* **8**: 13-32.

Reis, R.E. 1989. Systematic revision of the neotropical characid subfamily Stethaprioninae (Pisces, Characiformes). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **2**: 3-86.

Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and*

Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre. 729p.

Roberts, C.D. 1993. Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the Teleostei. *Bulletin of Marine Sciences* **52**: 60-113.

Roberts, T.R. 1967. Tooth function and replacement in characoid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* **8**: 231-247.

Roberts, T.R. 1969. Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius*, and *Acestrorhynchus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **36**: 391-500.

Roberts, T.R. 1970. Scale-eating American characoid fishes, with special reference to *Probolodus heterostomus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **38**: 383-390.

Roberts, T.R. 1974. Osteology and classification of the Neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anodontinae) and Parodontidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **145**: 213-235.

Rosen, D.E. 1972. Origin of the characid fish genus *Bramocharax* and a description of a second, more primitive, species in Guatemala. *American Museum Novitates* **2500**: 1-21.

Sazima, I. 1983. Scale-eating in characoids and other fishes. *Environmental Biology of Fishes* **9**: 87-101.

Sazima, I. & Machado, F.A. 1982. Hábitos e comportamento de *Roeboides prognathus*, um peixe lepidófago

(Osteichthyes, Characoidei). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo* **7**: 37-56.

Souza-Lima, R. 2003. *Revisão taxonômica do gênero Aphyocharax Günther, 1868 (Aphyocharacinae, Characidae, Ostariophysa)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 281p.

Starks, E.C. 1930. The primary shoulder girdle of the bony fishes. *Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences* **6**: 149-239.

Taylor, W.R. & van Dyke, G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn* **9**: 107-119.

Teyke, T. 1990. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus*. *Brain, Behaviour and Evolution* **35**: 23-30.

Toledo-Piza, M. 2000a. The neotropical fish subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysa: Characiformes): a phylogenetic study and a revision of *Cynodon* and *Raphiodon*. *American Museum Novitates* **3286**: 1-88.

Toledo-Piza, M. 2000b. Two new *Heterocharax* (Teleostei: Ostariophysa: Characidae), with a redescription of *H. macrolepis*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **11**: 289-304.

Toledo-Piza, M. 2007. Phylogenetic relationships among *Acestrorhynchus* species (Ostariophysa: Characiformes: Acestrorhynchidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **151**: 691-757.

- Toledo-Piza, M. & Menezes, N.A. 1996.** Taxonomic redefinition of the species of *Acestrorhynchus* of the *microlepis* group with the description of *Acestrorhynchus apurensis*, a new species from Venezuela (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). *American Museum Novitates* **3160**: 1-23.
- Toledo-Piza, M.; Menezes, N.A. & Santos, G.M. 1999.** Revision of the neotropical fish genus *Hydrolycus* (Ostariophysi: Cynodontinae) with the description of two new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **10**: 255-280.
- Vari, R.P. 1977.** Notes on the characoid subfamily Iguanodectinae, with a description of a new species. *American Museum Novitates* **2612**: 1-6.
- Vari, R.P. 1979.** Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of the British Museum of Natural History* **36**: 261-344.
- Vari, R.P. 1982.** Systematics of the Neotropical Characoid Genus *Curimatopsis* (Pisces: Characoidei). *Smithsonian Contributions to Zoology* **373**: 1-28.
- Vari, R.P. 1983.** Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* **378**: 1-60.
- Vari, R.P. 1989.** A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* **471**: 1-71.
- Vari, R.P. 1995.** The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. *Smithsonian Contributions to Zoology* **564**: 1-97.
- Vari, R.P. 1998.** Higher level phylogenetic concepts within characiforms (Ostariophysi), a Historical Review. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 111-122.
- Vari, R.P. & Harold, A. 2001.** Phylogenetic study of the Neotropical fish genera *Creagrutus* e *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with a revision of the cis-Andean species. *Smithsonian Contributions to Zoology* **613**: 1-239.
- Webb, J.F. 1989.** Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain, Behavior and Evolution* **33**: 34-53.
- Webb, J.F. & Northcutt, R.G. 1997.** Morphology and distribution of pit organs and canal neuromasts in non-teleost bony fishes. *Brain, Behavior and Evolution* **50**: 139-151.
- Weitzman, S.H. 1954.** The osteology and the relationships of the south american characid fishes of the subfamily Gasteropelecinae. *Stanford Ichthyological Bulletin* **4**: 213-263.
- Weitzman, S.H. 1962.** The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* **8**: 1-77.
- Weitzman, S.H. 1964.** Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies

Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. *Proceedings of the United States National Museum* **116**: 127-169.

Weitzman, S.H. & Fink, S.V. 1985. Xenobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in grandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **421**: 1-121.

Weitzman, S.H. & Fink, W.L. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world characiforms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **150**: 339-395.

Weitzman, S.H. & Malabarba, L.R. 1998. Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes). In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 161-170.

Weitzman, S.H. & Malabarba, L.R. 1999. Systematics of *Spintherobolus* (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) from eastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **10**: 1-43.

Weitzman, S.H. & Menezes, N.A. 1998. Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 171-192.

Weitzman, S.H. & Vari, R.P. 1987. Two new species and a new genus of miniature characid fishes (Teleostei: Characiformes) from Northern South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **100**: 640-652.

Weitzman, S.H. & Vari, R.P. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes, an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **101**: 444-465.

Weitzman, S.H.; Menezes, N.A.; Evers, H.-G. & Burns, J.R. 2005. Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **3**: 329-360.

Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, Nova Iorque. 456p.

Wiley E.O.; Siegel-Causey, D.; Brooks D.R. & Funk V.A. 1991. *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetics procedures. Special Publication No. 19*. The University of Kansas: Museum of Natural History, Lawrence. 158p.

Winterbottom, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **125**: 225-317.

Winterbottom, R. 1980. Systematics, osteology and phylogenetic relationships of fishes of the ostariophysan subfamily Anostominae (Characoidei, Anostomidae). *Life Sciences Contributions* **123**: 1-112.

Zanata, A.M. & Vari, R.P. 2005. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis

of a trans-Atlantic clade. *Zoological Journal of the Linnean Society* **145**: 1-144.